© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Die Hybridzone der europäischen Unken
Ein natürliches Laboratorium der Evolutionsbiologie

von
Günter Gollmann

Abstract: The hybrid zone in European fire-bellied toads: a natural laboratory for evolutionary biology

The ranges of the fire-bellied toads *Bombina bombina* and *Bombina variegata* overlap in a long contact zone, where they interbreed. Many interspecific differences in morphology and life history traits can be viewed as adaptations to a more terrestrial life of B. *variegata*. Population genetic investigations of the hybrid zone are briefly reviewed. To understand the causes of selection maintaining the hybrid zone, further field studies of behaviour and population dynamics are needed.

Die Unken: „Primitive" Froschlurche?

Die Unken, Gattung *Bombina*, werden oft zu den „Niederen Froschlurchen" gezählt, als „urtümlich" oder „primitiv" betrachtet. Es ist aber nicht sinnvoll, eine Tierart oder Tiergruppe pauschal so zu bezeichnen. Die vermeintlich „urtümlichen" Tierformen sind nämlich genau so alt wie ihre „höherentwickelten" Verwandten. „Primitiv" oder „ursprünglich" sind höchstens einzelne Merkmale des Körperbaus, die zur systematischen Einordnung verwendet werden; die Unken unterscheiden sich etwa im Bau der Wirbelsäule und der geringeren Differenzierung von Zunge und Innenohr von den „Höheren Froschlurchen". Aus der primitiven Ausprägung einzelner Organe aber auf eine generelle Urtümlichkeit oder gar evolutionäres Zurückgebliebensein schließen zu wollen, ist völlig falsch. Die neben den Unken „primitivsten" Froschlurche Europas, die Geburtshelferkröten (Gattung *Alytes*), sind für ihre hochentwickelte Brutpflege berühmt. Ähnliches ist von den Antipoden zu berichten: Die neuseeländischen „Urfrösche" der Gattung *Leiopelma* besitzen eine direkte Entwicklung ohne freilebende Kaulquappen, was allgemein als abgeleitete, „moderne" Eigenschaft gilt. Und die morphologisch primitiven Frösche Australiens aus der Gattung *Rheobatrachus* haben eine besonders spektakuläre Brutpflege entwickelt; sie schlucken ihre Eier und tragen die Jungen im Magen aus, die dann als fertige Fröschchen aus dem Mund der Mutter schlüpfen.

Zurück zu den Unken: Durch ihre Hautgifte und ihre Warnfärbung sind sie besser vor Freßfeinden geschützt als die meisten anderen Froschlurche ihrer Größe. Ihre flexiblen Fortpflanzungsstrategien ermöglichen ihnen, kurzlebige Kleingewässer besser zur Fortpflanzung auszunützen als dies die meisten anderen europäischen Frösche oder Kröten können.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Zu Ökologie und Verbreitung der Unken

Zur Gattung *Bombina* werden derzeit meist sechs Arten gezählt. Vier von ihnen leben in Ostasien; unter ihnen ist die Chinesische Rotbauchunke, *Bombina orientalis*, am nächsten mit den europäischen Arten verwandt. Sie ist in Gefangenschaft leicht zu halten und zu züchten, und hat in den letzten Jahren in einigen entwicklungsbiologischen Laboratorien den Krallenfrosch *Xenopus laevis* als bevorzugtes Versuchstier ersetzt. Leider werden Chinesische Rotbauchunken auch immer wieder im Freiland ausgesetzt, um Gartenteiche zu bevölkern oder überschüssige Terrarientiere los zu werden. Da *Bombina orientalis* mit den heimischen Arten kreuzbar ist, stellt ihr Aussetzen eine mögliche Bedrohung für heimische Populationen dar und sollte unbedingt unterlassen werden.

In Europa leben die Rotbauchunke, *Bombina bombina*, und die Gelbbauchunke, *Bombina variegata*. Bei der Gelbbauchunke wurden mehrere Unterarten beschrieben, von denen die Form der Apenninenhalbinsel, *B. v. pachypus*, manchmal als eigene Art betrachtet wird. Die Verbreitungsgebiete der zwei Unkenarten umfassen weite Teile Mittel-, Süd- und Osteuropas und greifen in komplexer Weise ineinander (Abb. 1): Die Rotbauchunke ist die östlichere Art und als „Tieflandunke" meist in niedrigeren Lagen anzutreffen (in Böhmen erreicht sie allerdings bis zu 730 m Seehöhe), die Gelbbauchunke bewohnt in Mitteleuropa Hügel- und Bergland. Besonders bemerkenswert sind die isolierten Vorkommen der Gelbbauchunke auf Mittelgebirgen in der ungarischen Tiefebene.

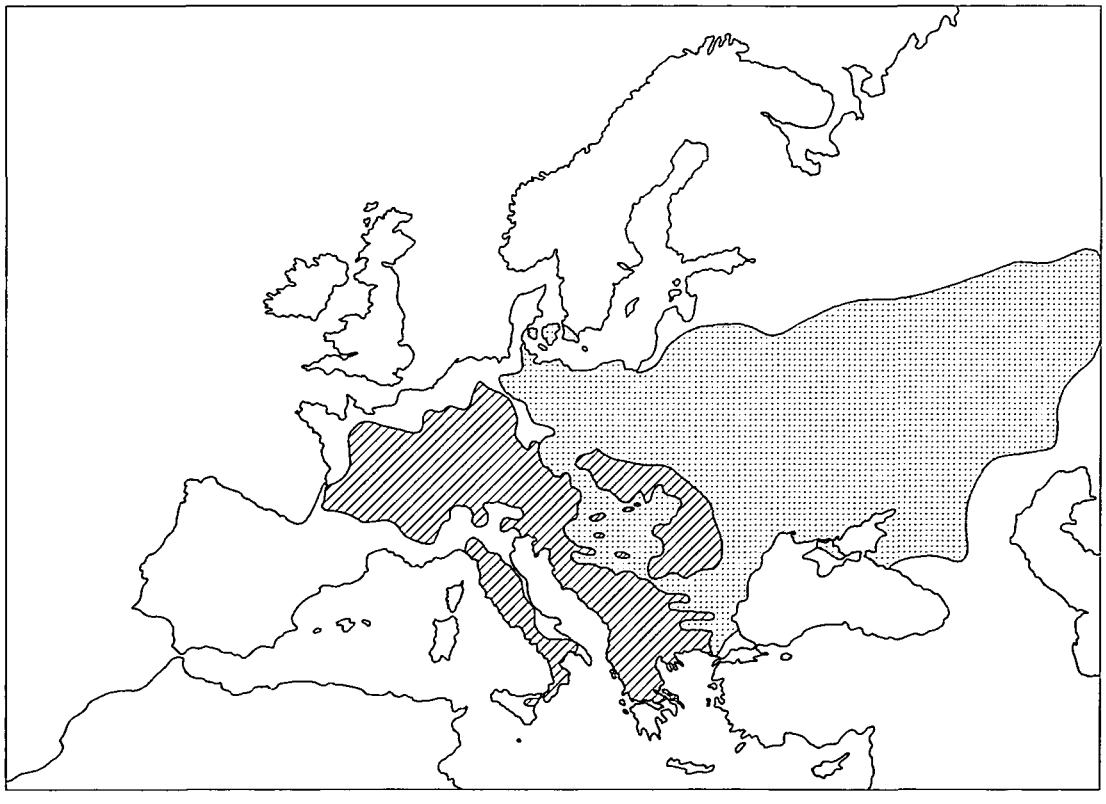

Abb. 1: Verbreitung von Rotbauchunke *Bombina bombina* (punktiert) und Gelbbauchunke *Bombina variegata* (schraffiert).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Die zwei Arten unterscheiden sich in zahlreichen Merkmalen ihres Körperbaus. Viele dieser Unterschiede lassen sich als Anpassungen der Gelbbauchunke an ein mehr an Land geführtes Leben betrachten, zum Beispiel ihre dickere Haut oder die längeren Hinterbeine. Gerade über das Verhalten der Unken in ihren Landlebensräumen ist aber noch wenig bekannt. Meist findet man Unken an Gewässern, doch zeigen Wiederfangstudien, daß immer nur ein Teil der Population gleichzeitig am Wasser anzutreffen ist. Zur Fortpflanzung nutzt die Gelbbauchunke meist kleine Tümpel; relativ wenige, große Eier ermöglichen eine rasche Larvalentwicklung. Die Rotbauchunke laicht in überschwemmten Wiesen der Flußauen und anderen oft stark bewachsenen Gewässern. Beide Arten haben eine lange, sich vom April in den Hochsommer erstreckende Laichzeit, in der sich, je nach Population, einzelne Ablaichperioden mehr oder weniger deutlich abgrenzen lassen.

In der langen Kontaktzone ihrer Verbreitungsgebiete, die an beiden Seiten des Karpatenbogens und dem Südrand des Donaubeckens verläuft, kommt es überall zur Hybridisierung der zwei Unkenarten. Diese Hybriden lassen sich anhand morphologischer Merkmale, besonders des Bauchzeichnungsmusters, oft leicht erkennen. Zur Unterscheidung der zwei Arten ist übrigens nicht die Färbung der Bauchseite wesentlich, auch bei der Rotbauchunke können die hellen Anteile des Bauches gelb und nicht orangerot gefärbt sein. Wichtig ist das Muster der Bauchzeichnung: Bei der Gelbbauchunke überwiegt meist der gelbe Anteil, die dunklen Flecken sind isoliert, bei der Rotbauchunke stehen isolierte helle Flecken auf schwarzem Grund (Abb. 2).

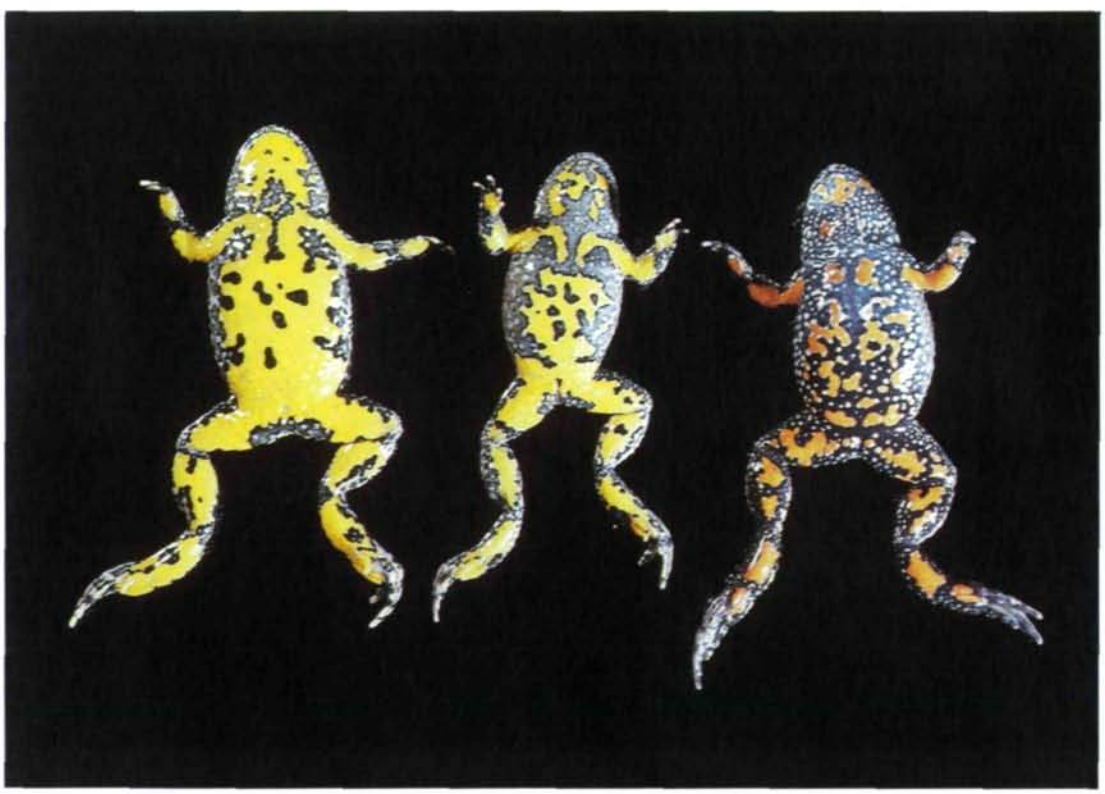

Abb. 2: Rotbauchunke *Bombina bombina* (rechts) und reinen Gelbbauchunken *Bombina variegata* sehr ähnliche Hybride aus dem Mátragebirge, Ungarn.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Auswertungen dieser Fleckenverbindungen zeigen unter den Populationen der Kontaktzone oft sehr enge Korrelationen mit Analysen von molekulargenetischen „Markern". Bevor die wichtigsten Ergebnisse dieser Untersuchungen kurz dargestellt werden, sind einige allgemeine Überlegungen über Hybridzonen angebracht.

Hybridzonen – Schlüssel zur Artbildung?

Wo die Verbreitungsgebiete nah verwandter Tierformen aneinandergrenzen, können sogenannte Hybridzonen entstehen, in denen neben Individuen dieser Formen auch – oder sogar überwiegend – Hybriden anzutreffen sind. Unter Hybriden werden hier sowohl die Nachkommen von Kreuzungen zwischen diesen Formen, als auch von weiteren Kreuzungen dieser Hybriden untereinander oder von ihren Rückkreuzungen mit den Elternformen verstanden. Ob die Elternformen systematisch als Arten oder Unterarten eingestuft werden sollen, ist oft umstritten, für die evolutionsbiologische Betrachtung dieser Phänomene aber letztlich von geringer Bedeutung.

Vor einigen Jahrzehnten wurden Hybridzonen meist als vorübergehende Erscheinungen angesehen, die bei sekundärem Kontakt von Populationen, die sich in getrennten Verbreitungsgebieten entwickelt haben, auftreten. Nach den damals vorherrschenden Theorien sollten die hybridisierenden Populationen entweder zu einer Art verschmelzen (wenn die Hybriden annähernd so fortpflanzungsfähig wie die Elternformen sind), oder es sollte in der Hybridzone die Artbildung abgeschlossen werden, durch Perfektionierung sogenannter Isolationsmechanismen. Unter den Voraussetzungen verminderter Überlebensfähigkeit oder Fruchtbarkeit der Hybriden, sowie einer bestehenden Tendenz zu sortengleicher Paarung (Hybriden entstehen also seltener, als es bei Zufallspaarung geschehen würde), kann die Hybridisierung völlig zum Erliegen kommen, in der Hybridzone würden also die letzte Stadien des Artbildungsprozesses stattfinden.

Inzwischen hat sich gezeigt, daß viele Hybridzonen offenbar stabil sind, daß sie über Tausende Generationen bestehen können, jedenfalls über ähnliche Zeiträume, in denen auch andere Arealgrenzen einigermaßen beständig sind. Die Ursachen dieser Stabilität können entweder in einem dynamischen Gleichgewicht von Selektion gegen Hybriden und Ausbreitung in die Hybridzone, oder in Anpassungen der hybridisierenden Formen an unterschiedliche Lebensräume liegen.

Während den Hybridzonen früher eine direkte Rolle in Artbildungsprozessen zugeschrieben wurde (die auch aus heutiger Sicht möglich erscheint, aber nicht gut belegt ist), konzentriert sich das Interesse der Evolutionsbiologen derzeit auf einen anderen Gesichtspunkt: Hybridzonen sind „natürliche Laboratorien", in denen erforscht werden kann, welche Gene, Genkombinationen, beziehungsweise phänotypische Eigenschaften (dieser Begriff umschließt morphologische Merkmale, physiologische Eigenschaften und Verhaltensweisen) entscheidend dafür sind, daß Arten getrennt bleiben. Ohne die eine oder andere Form von Selektion müßten alle Hybridzonen zum Verschmelzen der sich kreuzenden Populationen führen. Die Verfügbarkeit von zahlreichen, durch vielfache Rückkreuzungen in der Natur entstandenen Genkombinationen sollte es ermöglichen, Zusammenhänge von Genen und Merkmalen und deren Bedeutung für die natürliche Auslese besser zu verstehen.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Populationsgenetik der Unkenhybriden

Die Hybridzone von Rotbauch- und Gelbbauchunke wurde in mehreren Gebieten untersucht, besonders intensiv in Südpolen (SZYMURA 1993), in Kroatien (SZYMURA 1993; NÜRNBERGER et al. 1995), in der Slowakei und Ungarn (GOLLMANN et al. 1988) sowie im niederösterreichischen Waldviertel (GOLLMANN 1996). Als Methode wurde dabei neben den oben erwähnten morphologischen Auswertungen (Zeichnungsmuster, Körperproportionen) besonders die Enzymelektrophorese eingesetzt: Die zwei Unkenarten unterscheiden sich auch in der Zusammensetzung zahlreicher Eiweißstoffe, von denen sich einige leicht aus dem Gewebe einer Zehenspitze nachweisen lassen. So konnten umfangreiche Serien von Tieren untersucht werden, ohne die Populationen zu dezimieren. In einigen Fällen wurden auch Variation in der Erbsubstanz DNA, die Rufe der Unken, oder fortpflanzungsbiologische Eigenschaften wie Eigrößen, Embryonalentwicklung und Larvenwachstum verglichen.

Die Populationsstrukturen in den verschiedenen Abschnitten der Hybridzone haben viele Gemeinsamkeiten: Meist liegt die Hybridzone am Übergang von Ebenen zu Hügelland (allerdings mit einer Schwankungsbreite von 100 bis 500 m Seehöhe), die Übereinstimmung in der Variation verschiedener Merkmale ist hoch. Die Zone ist – im Vergleich zu ihrer Länge von mehreren tausend Kilometern – sehr schmal, in einem zentralen, wenige Kilometer breiten Bereich leben meist nur Hybriden, „fremde" Gene lassen sich aber in geringer Häufigkeit noch in zehn bis zwanzig Kilometer vom Zentrum der Hybridzone entfernten Populationen nachweisen. Genetische Untersuchungen zeigen, daß in den meisten Hybridpopulationen Zufallspaarung vorherrschen dürfte.

Unterschiede in den Populationsstrukturen können durch unterschiedliche Populationsdichten bedingt sein: Im Waldviertel sind die einzelnen Vorkommen ziemlich isoliert, der Genfluß zwischen ihnen ist stark eingeschränkt; dies ermöglicht eine deutliche lokale Differenzierung der einzelnen Populationen, die alle entweder der Rotbauch- oder der Gelbbauchunke nahestehen. Die zentralen Hybridpopulationen fallen hier gewissermaßen aus. Aus der Slowakei, Ungarn und Kroatien wurden Situationen beschrieben, in denen eine mosaikartige Verteilung der Lebensräume in der Hybridzone offenbar auch eine mosaikartige Verteilung genetisch differenzierter Teilpopulationen bedingt, im Gegensatz zu den gleichmäßigen Merkmalsgradienten anderswo. In diesen Gebieten findet man weniger Hybriden, als bei Zufallspaarung anzunehmen wäre, Individuen beider Arten werden manchmal gemeinsam angetroffen (Abb. 2).

Warum bleibt die Hybridzone der Unken bestehen? Die deutlichen Unterschiede der Rufe reichen offenbar nicht aus, um als „Isolationsmechanismus" Kreuzungen zu verhindern, eine Entwicklung in Richtung verstärkter Isolation ist extrem unwahrscheinlich. Detaillierte populationsgenetische Analysen der Hybridzone in Polen und Kroatien, die auf den Korrelationsmustern der Gene in den Hybridpopulationen beruhen, lassen die Schlußfolgerung zu, daß über viele Gene verteilte Selektion die Ausweitung der Hybridzone verhindert.

Innere und äußere Ursachen der Selektion

Auch nach langjährigen Untersuchungen in diesem „natürlichen Laboratorium" sind die Ursachen dieser Selektionsprozesse nur ansatzweise verstanden. Ein Grund dafür ist, daß sich die möglichen Mechanismen nicht gegenseitig ausschließen, sondern auch gleichzeitig wirken können. Es gibt Hinweise auf verminderte Entwicklungsstabilität, die Selektion gegen

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Hybriden nahelegen, aber in anderen Untersuchungen nicht bestätigt werden konnten; wenn einzelne Genkombinationen in Hybridpopulationen unverträglich sind, können sie durch Selektion rasch beseitigt werden. Die Lage der Hybridzone und die zahlreichen Unterschiede in der Biologie der zwei Unkenarten machen eine starke ökologische Komponente der Selektion wahrscheinlich. So könnten die Kaulquappen der Rotbauchunke in vielen Laichgewässern der Gelbbauchunke wahrscheinlich kaum überleben, die stärker ans Wasser gebundenen erwachsenen Rotbauchunken diese auch schwer erreichen; in beständigeren Gewässern dagegen kann die Rotbauchunke allein durch ihre höhere Fruchtbarkeit im Vorteil sein. Eine quantitative Abschätzung der Bedeutung dieser und anderer Faktoren ist noch kaum möglich. Dafür sind auch Mechanismen der Vererbung verantwortlich, z.B. die Kopplung von auf dem gleichen Chromosom liegenden Genen, die eine unabhängige Variation einzelner Merkmale verhindern.

Andere Schwierigkeiten beim Verständnis der Hybridzonen resultieren aus immer noch unzureichenden Kenntnissen der Ökologie der Unken. Ihre Langlebigkeit, die für sie in der Lotterie der Eiablage in austrocknungsanfälligen Kleingewässern von vitaler Bedeutung ist, macht es sehr schwer, den Fortpflanzungserfolg einzelner Unken, also ihre „Fitness" im evolutionsbiologischen Sinn, im Freiland zu erfassen. Die Bindung an bestimmte Lebensräume, wie sie in den oben angesprochenen Mosaiksituationen deutlich wird, läßt vermuten, daß Habitatwahl, die aktive Bevorzugung bestimmter Lebensräume, für Populationsstrukturen und Verteilungsmuster in der Hybridzone ähnlich wichtig ist wie Selektion. Um solche Fragen zu klären sind detaillierte Freilanduntersuchungen über Populationsdynamik und Verhalten der Unken erforderlich.

Literatur

GOLLMANN G. (1996): Structure and dynamics of a hybrid zone in *Bombina* (Amphibia: Anura: Discoglossidae). Isr. J. Zool. **42**: 121-133.

GOLLMANN G., ROTH P. & W. HÖDL (1988): Hybridization between the fire-bellied toads *Bombina bombina* and *Bombina variegata* in the karst regions of Slovakia and Hungary: morphological and allozyme evidence. J. Evol. Biol. **1**: 3-14.

NURNBERGER B., BARTON N., MACCALLUM C., GILCHRIST J. & M. APPLEBY (1995): Natural selection on quantitative traits in the *Bombina* hybrid zone. Evolution **49**: 1224-1238.

SZYMURA J. M. (1993): Analysis of hybrid zones with *Bombina*.. In: HARRISON R. G., (Hrsg.) Hybrid zones and the evolutionary process. Oxford University Press, New York. 261-289.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Günter Gollmann
Institut für Zoologie
Universität Wien
Althanstr. 14
A-1090 Wien/Austria